Studien über den Einfluß der Luftbewegung auf die Beleuchtung des Laubes

von

J. v. Wiesner,

w. M. k. Akad.

(Vorgelegt in der Sitzung am 15. Oktober 1914.)

Es erscheint vielleicht befremdlich, einer Beziehung zwischen Luftbewegung und Beleuchtung des Laubes der Gewächse nachzugehen. Wenn nun auch diese Beziehung, sobald nur die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt wird, einer denkenden Betrachtung nicht entgehen kann, indem sichtlich ein durch den Wind bewegtes Blatt im Tageslichte häufig ganz anderen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt ist als ein in der Ruhelage befindliches, so ist doch bis jetzt noch gar niemals die Frage aufgetaucht, ob dieser Beziehung ein biologisches Interesse innewohne. Indem man aber beispielsweise die Bedeutung der Beleuchtungsstärke bei der im grünen Blatte stattfindenden Kohlensäureassimilation erwägt, muß doch die Frage auftauchen, ob nicht lange anwährender Wind durch Änderung der Beleuchtungsstärke eine Störung der im Blatte vor sich gehenden Photosynthese herbeiführe u. a. m.

Daß in der Tat Beziehungen zwischen Luftbewegung und Laubbeleuchtung bestehen, welche ein biologisches Interesse darbieten, wird diese kleine Abhandlung lehren; sie wird mit bis jetzt unbekannt gebliebenen Anpassungen der Pflanze an äußere Einflüsse, beziehungsweise mit Schutzeinrichtungen der Pflanze gegen von außen kommende Angriffe bekannt machen und mit guten Gründen darauf hinweisen, daß die festgestellten Anpassungen auch in pflanzengeographischer Beziehung Beachtung verdienen.

Vor allem sei bemerkt, daß sowohl im Sonnenschein als bei bloß diffuser Tagesbeleuchtung das windbewegte Blatt anderen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt ist als ein in der Ruhelage befindliches, wenn von einer merkwürdigen, weiter unten genau beschriebenen Schutzeinrichtung abgesehen wird, welche bei bestimmten Blattkategorien bewirkt, daß das windbewegte Blatt vollständig oder wenigstens angenähert derselben Beleuchtungsstärke teilhaftig wird als das ruhende.

Daß bei direkter Sonnenbestrahlung das windbewegte Blatt in der Regel anders als das ruhende Blatt beleuchtet ist, prägt sich insbesondere im Sonnenschein bei stärkerem Winde auffällig aus, wobei nicht selten sogar eine Umkehrung der Laubbeleuchtung sich einstellt, indem die Unterseiten der Blätter nach oben, die Oberseiten nach unten gewendet sind. Aber auch bei bloß diffuser Beleuchtung tritt im Winde eine Änderung der Laubbeleuchtung ein, indem mit einer Lageänderung des Blattes zum Horizont schon eine Änderung der Intensität des diffusen Lichtes, welches dem Blatte zugute kommt, verbunden ist. Beispielsweise empfängt, freie Exposition vorausgesetzt, ein horizontal liegendes Blatt, vom Oberlichte beleuchtet, ein Licht von beträchtlich stärkerer Intensität als ein vertikal gestelltes, dem Vorderlicht zugewendetes Blatt.

Die Blätter der Pflanzen werden in höchst verschiedenem Grade vom Winde mechanisch angegriffen. Verhältnismäßig selten kommt es vor, daß selbst heftiger Wind so gut wie gar keine Bewegung des Blattes ermöglicht. Dies ist z. B. der Fall bei den grundständigen Blättern mehrerer *Agave*-Arten, z. B. bei *A. Cantala, A. sisalana* und *A. americana.* Diese Blätter sind in der Ruhelage genau so beleuchtet, wie zur Zeit selbst heftigen Windes. Das andere Extrem bildet das gewöhnliche Grasblatt, wie das schmale, lange ungestielte Blatt zahlreicher anderer Monocotylen, welche selbst im schwachen Winde flattern. Bemerkenswert ist in dieser Beziehung das Laubblatt unserer Holzgewächse, welches ungestielt durch den Wind nur schwer und wenig, gestielt hingegen sehr leicht bewegt wird. Es wird weiter unten auch gezeigt werden, daß die Bewegungsrichtungen, welche durch Stoß

am Blatte sich einstellen, beim ungestielten Blatte andere sind als beim gestielten.

Die windbewegten Blätter verhalten sich rücksichtlich ihrer Beleuchtung verschieden, je nachdem sie photometrisch oder aphotometrisch sind. Unter einem photometrischen Blatt ist dasjenige zu verstehen, welches durch die Richtkraft des Lichtes in eine (biologisch vorteilhafte) Lage zum Lichte gelangte. Unter einem aphotometrischen Blatte ist hingegen dasjenige zu verstehen, dessen Lage zum Lichte unabhängig von der Richtkraft des Lichtes zustandegekommen ist.

Von den photometrischen Blättern sind zwei Kategorien zu unterscheiden, das euphotometrische und das panphotometrische, von welchen das erstere bezüglich seiner Lage zum Lichte ganz unter der Herrschaft des diffusen Tageslichtes steht, während das letztere in der genannten Beziehung teils vom diffusen, teils vom direkten Sonnenlichte abhängig ist.

Ich beginne mit dem euphotometrischen Blatte welches ich nicht nur wegen der Häufigkeit seines Vorkommens, sondern auch wegen der einleuchtenden Einfachheit seiner Beleuchtungsverhältnisse in den Vordergrund stelle.

Das euphotometrische Blatt ist in der Regel ein Schattenblatt. Aber selbst wenn es auch zeitweilig direkter Sonnenbestrahlung ausgesetzt ist, steht es in bezug auf seine Lage (»fixe Lichtlage«), wie schon bemerkt, doch ganz unter der Herrschaft des diffusen Lichtes, da es stets genau senkrecht zum stärksten diffusen Lichte des ihm zufallenden Lichtareals gestellt ist.

Das euphotometrische Blatt verbindet als Schattenblatt mit seiner Eigentümlichkeit, starkes Licht abzuwehren, auch die Eigenschaft, gegen starke Luftbewegung gesichert zu sein. Es ist ja ganz selbstverständlich, daß die in der Regel euphotometrischen Blätter des Inneren der Baumkrone und des Unterholzes oder die fast durchwegs euphotometrischen Blätter der krautigen Bodenvegetation des Waldes nicht jenem starken Windanfall ausgesetzt sind, wie die peripher gelegenen Blätter der Baumkrone, oder wie die Blätter frei exponierter krautiger Gewächse.

Für jedes euphotometrische Blatt existiert nur eine durch die Richtung der Blattfläche gegebene Ebene, in welcher die Beleuchtung des Blattes ein Maximum erreicht. Ich will diese Ebene hier kurz als Normalebene bezeichnen. Die am Schlusse des Wachstums vom euphotometrischen Blatt erreichte »fixe Lichtlage« entspricht stets der Normalebene.

Jede Neigung des Blattes in einer von der Normalebene verschiedenen Richtung muß eine Abschwächung der Intensität des auffallenden diffusen Lichtes zur Folge haben. Da nun der Wind die Lage des Blattes zu verändern sucht, so möchte man schon von vornherein annehmen, daß die natürliche Luftbewegung stets eine Verminderung der Beleuchtung des euphotometrischen Blattes herbeiführen müsse. Inwieweit diese Vermutung zutrifft, wird weiter unten erörtert werden.

Das euphotometrische Blatt ist auch dadurch charakterisiert, daß sein grünes Assimilationsgewebe eine angenähert eben verlaufende Schichte bildet, welche der Blattoberfläche beiläufig parallel läuft. Es ist also selbstverständlich, daß in diese grüne Schichte das stärkste diffuse Licht senkrecht einstrahlt und deshalb die relativ größte assimilatorische Wirkung ausüben muß.

Das aphotometrische Blatt ist, entsprechend der oben gegebenen Definition, physiologisch sehr genau charakterisiert, aber morphologisch besitzt es, im Gegensatze zum euphotometrischen Blatt, einen sehr verschiedenen Charakter. Um dies mit Rücksicht auf unsere Frage zu erläutern, scheint es mir zweckmäßig, einige charakteristische Typen des aphotometrischen Blattes vorzuführen und ihr Verhalten zum Winde zu erörtern.

In der Föhrennadel — ich beziehe mich speziell auf das Blatt von *Pinus Laricio* — bildet das grüne Assimilationsgewebe nicht, wie dies beim euphotometrischen Blatt der Fall ist, eine ebene Schichte, sondern erscheint als ein etwa zylindrischer Hohlkörper, welcher angenähert parallel zur Blattoberfläche gelegen ist. Während, wie oben gezeigt wurde, das euphotometrische Blatt in seiner günstigsten Lichtlage, also senkrecht zum stärksten diffusen Lichte seines Areals gerichtet, so orientiert ist, daß dieses stärkste diffuse Licht

senkrecht in die Chlorophyllschicht einstrahlt und somit die größte assimilatorische Wirkung ausübt, indes andere Einstrahlungsrichtungen um so weniger günstig sind, je mehr sie von der senkrechten abweichen, wird die Chlorophyllschicht der *Pinus*-Nadel eine zureichende Beleuchtung erfahren, von welcher Seite immer auch das Licht kommen mag. Es ist somit ersichtlich, daß die Beleuchtung der *Pinus*-Nadel im Winde sich ganz anders gestalten muß als die des windbewegten euphotometrischen Blattes. Erstere ist am Tage stets ausreichend beleuchtet, von welcher Seite her sie auch beleuchtet sein mag; letztere ist, in der Normalebene liegend, am stärksten beleuchtet und mit der Änderung der Neigung vermindert sich die Beleuchtungsstärke. Der Wind, welcher durch Lageveränderungen der Blätter deren Beleuchtung ändert, wird somit der Beleuchtung der *Pinus*-Nadel keinen Abbruch tun, müßte aber, wenn nicht besondere Schutzeinrichtungen bestehen, beim euphotometrischen Blatte tief eingreifende Störungen hervorrufen. Wie sich die Sache beim euphotometrischen Blatte tatsächlich verhält, kann an dieser Stelle noch nicht erörtert werden. Ich komme hierauf weiter unten zurück.

Das Grasblatt ist gewöhnlich aphotometrisch; photometrische Blätter kommen unter den Gramineen nur bei baumartigen Formen, z. B. bei *Bambusa*-Arten vor. Hier ist nur vom gewöhnlichen band- oder riemenförmig gestalteten Grasblatt die Rede. Das gewöhnliche Grasblatt schießt häufig bis zu nicht unbeträchtlicher Länge vertikal auf: es ist dann beiderseits, an der morphologischen Ober- und Unterseite nahezu gleich stark beleuchtet. Mit dem Längerwerden des gewöhnlichen Grasblattes krümmt es sich oder dreht sich schraubig. Im ersteren Falle ist es in seinem Verlaufe den verschiedensten Beleuchtungsstärken ausgesetzt; im letzteren Falle wendet es abwechselnd seine Ober- und seine Unterseite nach oben.[1] Das gewöhnliche Grasblatt stellt sich, wie

[1] An zahllosen blütentragenden Halmen von *Brachypodium sylvaticum* Röm. et S. habe ich in den Wäldern und im Parke in Seebenstein (Niederösterreich) die Wahrnehmung gemacht, daß mit Ausnahme des obersten kurzen Blattes alle anderen Blätter durch einmalige Drehung ihre Unterseiten nach oben

man sieht, zum euphotometrischen Blatt in vollem Gegensatz, da letzteres nach Erreichung des euphotometrischen Zustandes konstant oberseits stark, unterseits schwach beleuchtet ist. Da nun das gewöhnliche Grasblatt bei gekrümmter Form an verschiedenen Stellen verschieden starker Beleuchtung unterliegt und dasselbe im ruhenden Zustande ungemein häufig die morphologische Unterseite nach oben wendet, so ist wohl ersichtlich, daß der Wind solche Blätter nur Beleuchtungsverhältnissen zuführen kann, denen sie auch schon im ruhenden Zustand ausgesetzt sind.

Ich möchte hier auch die ungemein großen und schweren grundständigen Blätter den schon oben genannten *Agave*-Arten einreihen. Soweit meine Beobachtungen reichen, sind diese Blätter aphotometrisch und wenn sie auch eine Orientierung zum Lichte aufweisen, indem man an ihrer Ober- und Unterseite unterscheiden kann, so wird diese Orientierung nicht durch das Licht hervorgebracht, sondern durch Epinastie. Diese Blätter sind so schwer, daß selbst heftige Winde sie nicht zu bewegen vermögen. Der Wind kann deshalb an den Beleuchtungsverhältnissen der Blätter dieser Pflanze nichts ändern. Aber auch an den kleinen, walzenförmigen Blättern von *Sedum album* oder an den noch kleineren, zapfenförmigen Blättern von *Sedum acre* und Verwandten kann begreiflicherweise der Wind keine Beleuchtungsstörung hervorrufen.

Um das Verhalten des euphotometrischen Blattes rücksichtlich seiner im Winde erfolgenden Beleuchtung zu verstehen, ist zunächst erforderlich, sich darüber Klarheit zu verschaffen, wie ein gewöhnliches, flächenhaft gestaltetes Blatt sich einer orientierten Stoßkraft gegenüber verhält.

Man muß in dieser Beziehung zwischen dem sitzenden und dem gestielten Blatte unterscheiden. Ersteres ist, wie schon oben angedeutet wurde, viel schwerer durch eine Stoßkraft aus seiner Lage herauszubringen als letzteres. Das sitzende Blatt schwingt auf Stoß nur unbedeutend und an-

oder außen wenden. Die zur Umkehrung des Blattes führende Drehung erfolgt, soviel ich gesehen habe, stets am Grunde des Blattes.

genähert mit seinem Medianus nur in der Medianebene des Blattes, also im Verhältnis zum Stamme radial. Ganz anders verhält sich, wie gleichfalls oben schon bemerkt wurde, das gestielte. Es ist leicht zum Schwingen zu bringen, insbesondere wenn der Blattstiel sehr elastisch ist. Wenn ein schiefer Stoß auf die Fläche eines gestielten Blattes ausgeübt wird, so schwingt es nicht in der Richtung des Stoßes, sondern in der Ebene des geringsten Luftwiderstandes, d. i. in der Richtung der Blattfläche. Merkwürdigerweise schwingt es auch in dieser Richtung, wenn der Stoß senkrecht auf die Blattfläche trifft, wenn auch nicht immer sofort, so doch nachdem es eine oder wenige radiale Schwingungen ausgeführt hat. Nicht nur bei einfachen, sondern auch bei gefiederten Blättern treffen diese Verhältnisse zu. Sehr schön läßt sich dieses Bestreben des Blattes nach in irgendeiner Richtung geführtem Stoße in der Richtung des geringsten Widerstandes, also in der Richtung der Blattfläche zu schwingen, an aufgerichteten, in einer Ebene ausgebreiteten Wedeln von *Aspidium filix mas* und anderer ähnlicher Farne zeigen, wenn man ihnen entweder einen Stoß senkrecht zur Blattoberfläche erteilt oder sie auf den Rücken legt und emporschnellen läßt: sie richten sich schwingend auf und die Schwingungsrichtung entspricht angenähert immer der Richtung der Blattfläche.

Die Tatsache, daß das flächenhafte, gestielte Blatt die Tendenz hat, nach Einwirkung einer Stoßkraft, also auch nach Einwirkung des Windes in der Richtung des geringsten Luftwiderstandes, d. i. in der Richtung der Blattfläche zu schwingen, hat für das stets flächenhaft ausgebildete euphotometrische Blatt eine ganz besondere Bedeutung. Da dasselbe nämlich in der Ruhelage seine Blattfläche in der Normalebene ausbreitet, so wird bei Einwirkung des Windes dieses Blatt in der Richtung dieser Ebene schwingen. Das euphotometrische Blatt wird deshalb, solange es in der Normalebene schwingt, während der Bewegung durch den Wind ebenso stark beleuchtet sein als in der Ruhelage. Es erfährt somit unter diesen Verhältnissen im Winde keine Herabsetzung seiner Beleuchtungsstärke.

Die Tendenz des euphotometrischen Blattes infolge Einwirkung des Windes in der Normalebene zu schwingen, mithin keine Einbuße seiner Beleuchtungsstärke zu erfahren, darf wohl als eine Erscheinung zweckmäßiger Anpassung betrachtet werden.

Diese Auffassung erfordert aber mit Rücksicht auf die Stärke des Windes eine gewisse Einschränkung. Der Wind kann eine enorme Stärke erreichen; er kann Bäume entwurzeln. Gegen solche katastrophale Wirkungen gibt es keinen Schutz. Es ist mithin selbstverständlich, daß sehr große Windstärken ausgeschlossen werden müssen, wenn es sich um Anpassung der lebenden Pflanze an den Wind handelt. Ja noch mehr. Unser Satz, daß das euphotometrische Blatt die Tendenz hat, im Winde in der Normalebene zu schwingen, gilt nur für Winde mäßiger Stärke. Aber gerade dadurch gibt sich das Schwingen des euphotometrischen Blattes in der Normalebene als Anpassungserscheinung zu erkennen. Erstlich deshalb, weil diese Anpassung nur dann einen Sinn hat, wenn es sich um lange anwährende Windwirkungen handelt; nur solche könnten das Assimilationsgeschäft gefährden, während kurz andauernde Wirkungen starken Windes nicht ins Gewicht fallen. Nun lehrt aber die Erfahrung, daß in den meisten Vegetationsgebieten Windstille ebenso wie Sturm im Vergleiche zu mäßigem Winde den selteneren Fall repräsentieren, die mäßigen Winde also die vorherrschenden sind. Es ist aber noch ein Zweites zu beachten. Das euphotometrische Blatt ist in der Regel ein Schattenblatt, welches gewöhnlich auf geschwächtes Licht angewiesen ist und deshalb gleichzeitig einen starken Windschutz genießt. Man sieht dies an zahlreichen Baumarten, deren peripheres, der Sonne ausgesetztes Laub aus panphotometrischen Blättern besteht, während im Bauminnern alle Blätter euphotometrisch sind. Das panphotometrische Laub des Kronenumfanges wird häufig vom Winde heftig hin- und hergeworfen, während die im Innern der Baumkrone stehenden euphotometrischen Blätter zumeist nur mäßigem Winde ausgesetzt sind und unter diesen Verhältnissen in der Normalebene schwingen. Wie ich schon in meinen Schriften mehrmals hervorhob, muß das

euphotometrische Blatt, weil es auf geringe Lichtstärke angewiesen ist, die größte Lichtökonomie treiben. Dieses Verhalten spricht sich am klarsten in der Tatsache aus, daß es sich genau auf das stärkste diffuse Licht des ihm zufallenden Lichtareals einstellt. Im Einklange hiermit steht die Tatsache, daß das euphotometrische Blatt in mäßigem Winde nichts an seiner Beleuchtungsstärke einbüßt und daß es sich gerade einem Winde von mäßiger Stärke, welcher für die Blattkategorie der herrschende ist, angepaßt hat.

Zeitweise ist auch das euphotometrische Blatt stärkerer Windwirkung ausgesetzt, wobei es mehr oder weniger stark aus der Normalebene hinauskommt und dann tatsächlich schwächer beleuchtet ist. Dieses Hinausdrängen des Blattes aus der Normalebene bedingt nun allerdings eine verringerte Beleuchtung des Blattes, aber sobald der Wind geringer wird, schwingt das Blatt wieder in der Normalebene und wenn er sich völlig gelegt hat, nimmt es seine gewöhnliche Ruhelage wieder ein. Auf diesen Gegenstand komme ich später noch zurück.

Ungemein häufig kommt es bei Pflanzen mit euphotometrischen Blättern vor, daß die Blätter eines Zweiges in eine Ebene zu liegen kommen, welche der Normalebene jedes einzelnen Blattes entspricht. Solche zweireihig beblättert erscheinende Zweige kommen außerordentlich häufig vor (bei Rot- und Weißbuchen, Ulmen, *Cornus*-Arten etc.). Sie gleichen einem gefiederten Blatte und verhalten sich im Stoße und deshalb auch im Winde wie ein solches Blatt. Derartige euphotometrische Sprosse haben wie ein euphotometrisches Blatt die Tendenz, in der Normalebene zu schwingen, wodurch sie, tatsächlich wenigstens angenähert, ihre Beleuchtungsstärke bewahren.

Erwähnenswert erscheint es, daß, wenn solche euphotometrische Sprosse von sitzenden oder kurzgestielten Blättern besetzt sind (*Ligustrum vulgare, Evonymus verrucosus, Symphoricorpus racemosa* [gewöhnliche kleinblätterige Form] etc.), welche durch Stoß mit ihrem Medianus nur in der Medianebene und nicht in der Ebene der Blattfläche schwingen, sich doch wie euphotometrische Blätter verhalten, nämlich

selbst nach senkrechtem Stoße in der Ebene der Blattfläche schwingen. Tatsächlich schwingt hier aber bloß der Stammteil des Sprosses und die Blätter bewegen sich nur passiv mit, wie bei einem schwingenden gefiederten Blatte nur der gemeinschaftliche Blattstiel schwingt und die Fiederblättchen bloß passiv bewegt werden.

Mit fortschreitender Verzweigung komplizieren sich die Verhältnisse, es entstehen förmlich euphotometrische Äste, bei welchen oft zahlreiche euphotometrische Zweige in einer dünnen, sozusagen flächenhaften Schichte liegen. Auch hier herrscht die Tendenz vor, im Winde in der Normalebene der Blätter zu schwingen, wobei aber entweder nur der primäre Stamm des Astes tatsächlich schwingt, die Seitenzweige und die Blätter nur passiv mitgenommen werden oder aber der primäre Stamm in Ruhe bleibt, aber die Seitenzweige schwingen und die kurzgestielten Blätter nur passiv sich bewegen, während langgestielte Blätter auch direkt in der Richtung der Blattfläche durch den Wind in Bewegung geraten können. Es ist ferner unverkennbar, daß der Winddruck auf der großen Fläche eines solchen euphotometrischen Astes stark zur Geltung kommen muß, wobei der Ast mehr oder minder stark niedergebeugt wird, insbesondere in der Peripherie der Baumkrone. Bei dieser Niederbewegung verlassen die euphotometrischen Blätter die Normalebene, wobei sie eine Verminderung ihrer Beleuchtungsstärke erfahren. Da aber die euphotometrischen Blätter eines Baumes im Innern seiner Krone auftreten, während die peripher gestellten Blätter sehr häufig panphotometrisch ausgebildet sind, so ist leicht einzusehen, daß bei der Niederbewegung des Astes durch den Winddruck die ersteren rücksichtlich der Herabsetzung der Lichtstärke viel weniger in Mitleidenschaft gezogen werden als die letzteren.

Das euphotometrische Blatt oder der euphotometrische Sproß schwingt im Winde in der Regel derart, daß der Blattstiel, beziehungsweise der die Blätter tragende Stammteil hin und her pendelt. Es kann aber auch auf eine Art bewirkt werden, daß die Blattspreite in der Normalebene schwingt, z. B. bei den schildförmigen Blättern von *Tropaeolum majus*

oder noch viel ausgesprochener bei den gelappten grundständigen Blättern von *Geranium phaeum* und anderen *Geranium*-Arten. Durch schiefen Stoß drehen sich die Blattspreiten um die gelenkartige obere Ansatzstelle des Blattstieles hin und her. Da aber auch hier die Schwingung in der Normalebene erfolgt, so bleibt auch hier in mäßigem Winde die maximale Beleuchtung der Blattspreite, wie in der Ruhelage, angenähert erhalten.

Es hat den Anschein, als müßte jedes Blatt, wenn es nur flächenhaft gestaltet und mit einem Blattstiel versehen ist, auf beliebig gerichteten Stoß in der Richtung der Blattfläche schwingen. Es gehört aber hierzu auch eine ausreichende Elastizität des Blattstieles, welche bei euphotometrischen Blättern auch stets erreicht ist. Aphotometrische, mit weichem, saftigem, Blattstiel versehene Blätter, z. B. die an den blütentragenden Sprossen der Runkelrübe (*Beta vulgaris*) stehenden, schwingen auf Stoß oder im Winde nur schwach, und zwar nur mit dem Medianus in der Medianebene, also radial, und gar nicht in der Ebene der Blattfläche. Der Blattstiel dieser Pflanze ist markreich, saftig, weich und sehr wenig elastisch. Auf die Fähigkeit, lange und kräftig zu schwingen, hat auch die Form des Blattstieles Einfluß, wie die Pappeln mit stark schwingendem Laube lehren (*Populus tremula, nigra* etc.), bei welchen der Blattstiel senkrecht zur Blattfläche abgeplattet ist.[1]

Es sei hier auch der Widerstandsfähigkeit der Blätter gegen die mechanischen Angriffe des Windes gedacht und die Frage gestellt, inwieweit die in der Ruhelage des Blattes herrschende »fixe Lichtlage« durch den Wind gestört wird.

---

[1] Daß die Blätter der Zitterpappel (*Populus tremula*) und anderer Pappeln mit zitterndem Laube die Tendenz haben, in der Ebene der fixen Lichtlage, also in der Ebene der günstigsten Beleuchtung zu schwingen, habe ich schon früher betont und bei dieser Gelegenheit habe ich auch bereits hervorgehoben, daß dieser Modus des Schwingens durch die Abplattung des Blattstieles befördert werde. (Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen. Zweiter Teil. Denkschriften der Kais. Akad. der Wissensch., 1880. Separatabdr., p. 46.)

Die Blätter der dem Winde ausgesetzten Pflanzen, zumal die der Holzgewächse, welche ich der Kürze halber hier allein in Betracht ziehe, sind infolge ihres mechanischen Aufbaues, der Festigkeit und Elastizität ihrer Teile in wahrhaft merkwürdiger, um nicht zu sagen in bewunderungswürdiger Weise gegen die Wirkungen des Windes geschützt. Im Sturme brechen Äste und Stämme, während das Laub gar nicht oder nur wenig angegriffen wird. Was aber besonders merkwürdig ist, das ist die Tatsache, daß selbst nach starken Winden die »fixe Lichtlage« der wieder zur Ruhe gekommenen Blätter erhalten bleibt. Am leichtesten kann dies an den euphotometrischen Blättern erwiesen werden. Im mäßigen Winde schwingen, wie wir gesehen haben, diese Blätter in der Normalebene. Seltener sind sie stärkeren Winden ausgesetzt, welche diese Blätter stark aus der Normalebene hinausbringen; nachdem der Wind sich gelegt, kehren diese Blätter wieder in jene Lage zurück, welche sie zur Zeit völliger Ruhe besitzen. Sie bleiben während ihrer ganzen Vegetationszeit euphotometrisch, wie man sich durch Messung überzeugen kann.

Es gilt dies aber doch nur für solche euphotometrische Blätter, welche sich unter natürlichen Existenzbedingungen befinden. Werden im Schatten erwachsene euphotometrische Sprosse künstlich freigelegt, so gehen sie in heftigem Winde, welcher die panphotometrischen Blätter desselben Baumes intakt läßt, zugrunde. Sie nehmen, mechanisch zu stark angegriffen, bei ruhiger Luft nicht mehr die ihnen unter normalen Verhältnissen entsprechende »fixe Lichtlage« an. Nach erfolgtem Windbruch der Bäume werden nicht selten Kronenteile bloßgelegt, welche bloß euphotometrische Blätter tragen. Solche Blätter nehmen nicht mehr die ursprüngliche fixe Lichtlage an und gehen alsbald zugrunde.

Dieses Verhalten zeigt, daß das euphotometrische Blatt an mäßig starken Wind sich angepaßt hat und jene Windstärken nicht mehr erträgt, welche von panphotometrischen Blättern desselben Baumes noch ganz gut ertragen werden. Diese Blätter bleiben selbst nach heftigen Stürmen noch am

Leben, ja sie stellen sich nach Aufhören des Sturmes in die gewohnheitsmäßige »fixe Lichtlage«.

Nur kurz vor dem Abfall verlieren sowohl die euphotometrischen als panphotometrischen Blätter die Fähigkeit, nach Einwirkung starker Winde wieder die entsprechende »fixe Lichtlage« anzunehmen.

Nach orkanartigen Stürmen wird aber doch ein Teil des Laubes der Bäume geschädigt und bleibt, absterbend, am Baume oder liegt tot am Boden. Ein Teil des Laubes wird an den schwächsten Stellen, nämlich an der im Werden begriffenen Trennungsschichte[1] abgelöst[2] oder geradezu abgerissen. Ein anderer Teil des Laubes wird durch die Kraft des Windes abgedreht, oder durch Anfall an das Zweig- und Astholz abgescheert. Das Abdrehen kommt namentlich an großblätterigem Laube vor und spricht sich in einer Drehung des Blattstieles aus. Ich habe solche durch Abdrehen verletzte Blätter u. a. mehrmals an Roßkastanien beobachtet. Solche abgedrehte Blätter vertrocknen am Stamme und wenden häufig die Unterseiten nach oben oder außen.

Alle hier vorgeführten Schädigungen der Blätter sind aber die Folgen von bei uns doch nur seltenen orkanartigen Winden. Die Regel ist doch, daß das Laub der Bäume selbst bei heftigen Winden unversehrt bleibt und die Blätter bei ruhiger Luft wieder in die gewohnte Ruhelage, nämlich in die »fixe Lichtlage« zurückkehren.

---

[1] Oben wurde nur von einer im Werden begriffenen Trennungsschichte gesprochen und nicht von einer völlig ausgebildeten; denn wenn eine solche vorhanden ist, so ist der Zusammenhang von Blatt und der tragenden Achse so gering, daß die Ablösung des Blattes schon in sehr schwachem Winde erfolgen kann. Ja selbst bei völliger Windstille kann ein solches zum Abfall reifes Blatt sich vom Stamme lösen, indem das Gewicht des Blattes hierzu ausreicht.

[2] Da der Laubfall nicht nur im Herbste, sondern, wenn auch in vermindertem Maße, selbst im Sommer erfolgt. [Siehe hierüber Wiesner, Über den Sommerlaubfall (Ber. der Deutschen Botan. Ges., Bd. XXII (1904)], so kann in heftigem Winde diese Art der Blattablösung auch im Sommer stattfinden.

Zusammenfassend kann man rücksichtlich der Beleuchtung des windbewegten euphotometrischen Blattes und des windbewegten euphotometrischen Sprosses sagen: Sie sind vorwiegend ebenso an mäßige Beleuchtung wie an mäßige Windbewegung angewiesen und dieser herrschende mäßige Wind bedingt, daß sie angenähert in der Normalebene, d. i. in der Ebene der stärksten Beleuchtung schwingen, mithin in solchem Winde angenähert ebenso stark als in der Ruhelage beleuchtet sind.

Wenn das euphotometrische Blatt stärkeren aber nicht überstarken Winden ausgesetzt ist, welche dasselbe aus der Normalebene hinausdrängen, so kehrt es nach eingetretener Ruhe wieder in die ursprüngliche »fixe Lichtlage« zurück.

So erscheint also das euphotometrische Blatt rücksichtlich seiner im Winde stattfindenden Beleuchtung jenen Windstärken angepaßt, denen es unter natürlichen Verhältnissen am meisten ausgesetzt ist. In einem gewissen Gegensatz zum euphotometrischen Blatte steht in bezug auf die im Winde stattfindende Beleuchtung das aphotometrische Blatt, obgleich auch dieses Blatt den ihm zuteilwerdenden Windverhältnissen zweckmäßig angepaßt erscheint. Es erfährt selbst durch heftigen Wind entweder in seinen Beleuchtungsverhältnissen gar keine Veränderung, oder keine schädigende Erhöhung oder Verminderung seiner Beleuchtungsstärke.

Es ist noch das Verhalten des panphotometrischen Blattes zu gedenken. Das panphotometrische Blatt ist ausnahmslos ein Sonnenblatt. Das liegt eigentlich schon im Begriffe des panphotometrischen Blattes, worunter jenes photometrische Blatt zu verstehen ist, welches möglichst viel diffuses Licht aufnimmt, aber überschüssiges Sonnenlicht abwehrt. Es empfängt mithin reichlich, sogar im Überschuß direktes Sonnenlicht. Es braucht deshalb nicht wie das euphotometrische Blatt mit dem Lichte ökonomisch umzugehen, es benötigt mithin keiner Einrichtungen, um Lichtverluste hintanzuhalten. Da das panphotometrische Blatt ein Sonnen-

blatt ist, so ist es viel stärkeren Windangriffen ausgesetzt wie das euphotometrische. Wenn es nun auch keiner Einrichtungen bedarf, um während der Luftbewegung ausreichend beleuchtet zu sein, so ist es doch nicht bar aller mit der Windwirkung im Zusammenhange stehenden Schutzeinrichtungen. Zu diesen möchte ich die folgende Einrichtung zählen. Ungemein häufig sieht man im starken Winde, daß die Unterseiten der Blätter nach außen und nach oben gewendet werden, wodurch gerade sie sichtbar werden, was in der Ruhelage gewöhnlich nicht der Fall ist. Um so deutlicher kommen die Unterseiten bei starkem Winde zum Vorschein, wenn sie mit einem dichten, weißen Haarüberzug versehen sind, was bei zahllosen Gewächsen der Fall ist. In solchen Fällen leuchten die Unterseiten der windbewegten Blätter im Lichte hell auf, wofür die Blätter der Silberpappel (*Populus alba*) ein ausgezeichnetes Beispiel bilden. Dieser dichte Haarüberzug hindert den Eintritt eines Lichtes von hoher Intensität in die untere Blattseite und sein Auftreten darf wohl als eine Schutzeinrichtung des windbewegten Blattes gegen übermäßig starke Lichtwirkung bei heftigem Winde gehalten werden.

Daß das panphotometrische Blatt selbst nach heftigen Winden noch befähigt ist, in die Ruhelage gekommen, die gewohnte »fixe Lichtlage« wieder anzunehmen, ist oben schon gesagt worden. Erst orkanartige Stürme und die am Lebensende des Blattes sich einstellenden Veränderungen bringen das panphotometrische Blatt in einen Zustand, in welchem bei Windstille die ursprüngliche normale »fixe Lichtlage« nicht mehr angenommen wird. Solche Blätter gehen alsbald auch zugrunde.

Es sei hier noch angemerkt, daß jene euphotometrischen und panphotometrischen Blätter, welche nach zu heftigen Angriffen durch den Wind nicht mehr nach Eintritt der Windstille in die gewohnte »fixe Lichtlage« zurückkehren, äußerlich häufig gar kein Kennzeichen der Verletzung an sich tragen. Daß aber in diesen Fällen doch eine Schädigung vorliegt, wenn sie sich auch der Wahrnehmung entzieht, kann wohl

keinem Zweifel unterliegen. Wahrscheinlich sind es im Protoplasma stattgefundene Veränderungen, welche verhindern, daß die genannten Blattkategorien nach heftigen Windangriffen nicht mehr die »fixe Lichtlage« anzunehmen befähigt sind.

Daß die vorgeführten Anpassungen der genannten Blattkategorien an den Wind zur Hintanhaltung störender Beleuchtungsverhältnisse auch in pflanzengeographischer Beziehung von Belang sind, kann wohl als zweifellos angesehen werden. Man wird zunächst wohl annehmen dürfen, daß das aphotometrische Blatt in solchen Vegetationsgebieten sich am meisten bewähren und deshalb am häufigsten auftreten wird, welche den stärksten andauernden Winden ausgesetzt sind und das euphotometrische Blatt dort auftreten wird, wo die herrschenden Winde in der Regel nur von mäßiger Stärke sind. Das panphotometrische Blatt dürfte sich intermediär verhalten. In diesen Gegenstand gehe ich aber in dieser kleinen Abhandlung nicht ein, sondern begnüge mich damit, nach dieser Richtung die Anregung zu weiteren Forschungen gegeben zu haben.